SPIXIANA	6	1	61–77	München, 1. März 1983	ISSN 0341-8391

Besiedlungsgeschichte und ursprünglich holozäne Verbreitung der europäischen Flußkrebse

(Decapoda: Astacidae)

Von **H. Albrecht**

FB Biologie/Zoologie der Philipps-Universität Marburg/Lahn

Abstract

On the history and paleodistributional patterns of the European crayfishes (Decapoda: Astacidae)

The original post-Pleistocene distribution of the European crayfishes is reconstructed in weighing the influence of man (introduction, canals). Apparently, crayfish was originally absent from many parts of Europe, namely the Iberian Peninsula, the British Isles, Scandinavia, North Germany and East Switzerland. Judging from the original distributional patterns the history of the European crayfishes has to be considered as connected with the history of the Paratethys. The gradual partitioning of this Tertiary inland sea into different basins of brackish and fresh water during the Neogene provided the paleogeographical basis for the relevant speciation processes. *Astacus pallipes, A. torrentium, A. pachypus* and *A. leptodactylus* can be interpreted as a series of originally allopatric species. Partial sympatry must have originated during the Pleistocene. The distributional pattern of the three subspecies of *Astacus astacus* is considered as the result of an earlier wave of colonization, the origin of which remains uncertain.

1. Einleitung

Zur Besiedlungsgeschichte der europäischen Astaciden haben sich bisher vier Autoren geäußert: Birstein & Winogradow (1934), Bott (1950, 1972) und Karaman (1962). Im Grunde geht es um zwei Auffassungen: die von Birstein & Winogradow (1934) und die von Bott (1950, 1972); Karaman (1962) schließt sich an Birstein & Winogradow (1934) an. Die letztgenannten Autoren postulieren, daß alle Astaciden aus dem Pontokaspischen Becken stammen. Die Besiedlung des Süßwassers soll aufgrund von Salinitätsschwankungen erfolgt sein und sich in mehreren Wellen vollzogen haben, wobei jede neue Welle die der vorangegangenen Arten vor sich her drängte, und zwar in folgender Reihenfolge: (1) *Astacus torrentium* und *A. pallipes,* (2) *A. astacus, A. pachypus, A. colchicus,* (3) *A. leptodactylus, A. kessleri* und *A. pylzowi.*

Karaman (1962) vertritt dabei die Auffassung, daß alle Arten und Unterarten in verschiedenen Buchten des Pontokaspischen Beckens sympatrisch entstanden seien, daß also im Süßwasser keinerlei Artbildung mehr stattgefunden habe.

Ebenso sind manche Theorien in den Arbeiten von Bott mir unverständlich: 1950 postulierte er die getrennte, unabhängige Entstehung von *A. torrentium* und *A. pallipes* im Atlantik (hinsichtlich der übrigen Arten schließt er sich an Birstein & Winogradow [1934] an). *A. torrentium* soll demnach als älteste Art zunächst ganz Europa besiedelt haben und später von *A. pallipes* in die Gebirge verdrängt worden sein. *A. pallipes* wurde dann seinerseits von *A. astacus* nach Westen zurückgedrängt, *A. astacus* hinwiederum wird gegenwärtig von *A. leptodactylus* verdrängt. In seiner Arbeit von 1972 nimmt Bott eine gemeinsame Entstehung von *A. torrentium* und *A. pallipes* im nordalpinen Molassemeer an, wobei die beiden Arten durch den unterschiedlichen Meeresgrund (Sand bzw.

Steine) „geprägt" worden seien (BOTT 1972; S. 402). Weiterhin glaubt er, daß die Flußkrebse im alpinen Bereich die Eiszeit in Refugien in über 2500 m Höhe überdauert hätten.

Insgesamt ist festzustellen, daß bislang weder neuere Methoden und Erkenntnisse der Zoogeographie noch der Paläogeographie und historischen Geologie auf die europäischen Flußkrebse angewandt worden sind.

Ebensowenig berücksichtigt wurde in der einschlägigen Literatur bisher der Einfluß des Menschen auf die Verbreitung dieser Tiergruppe. Hat sich dieser Einfluß bis vor wenigen Jahrzehnten noch auf Aussetzungen und Kanalbauten beschränkt, so sind die europäischen Flußkrebse heute – von der sog. Krebspest seit 100 Jahren ohnehin erheblich dezimiert – durch Gewässerverschmutzung, Flußverbauung und Einführung konkurrierender nordamerikanischer Arten mehr und mehr vom Aussterben bedroht (TÜRKAY 1977). So wird in absehbarer Zeit von der ursprünglichen Verbreitung der einzelnen Arten fast nichts mehr zu erkennen sein.

Erstaunlicherweise fehlt angesichts dieser Entwicklung bisher jeder Versuch, das natürliche Verbreitungsbild der europäischen Flußkrebse zu rekonstruieren. Erstaunlich vor allem deshalb, weil die Astaciden in vieler Hinsicht zu den am besten erforschten Wirbellosen gehören (KAESTNER 1967).

Eine wesentliche Voraussetzung für den vorliegenden Versuch einer Rekonstruktion der Besiedlungsgeschichte und ursprünglichen holozänen Verbreitung war die Untersuchung der Evolution der Astaciden. Sie ist in gesonderten Arbeiten ausführlich erörtert (ALBRECHT 1980; ALBRECHT & VON HAGEN 1981). Die für die Betrachtung der Besiedlungsgeschichte wichtigsten Ergebnisse werden weiter unten (3.3) dargestellt. Hier nur die systematischen Konsequenzen: Innerhalb der einen Gattung *Astacus* FABRICIUS, 1775 werden fünf Arten unterschieden – *A. astacus* (L.), *A. pachypus* RATHKE, 1837, *A. leptodactylus* ESCHSCHOLZ, 1823, *A. pallipes* LEREBOULLET, 1858 und *A. torrentium* (SCHRANK, 1803). *A. astacus* (L.) zeigt drei Unterarten: *astacus* (L.), *balcanicus* (S. KARAMAN, 1929) und *colchicus* KESSLER, 1876. Innerhalb der übrigen Arten lassen sich nur infrasubspezifische Einheiten (Varietäten) erkennen.

Für Verbreitungsstudien an den Flußkrebsen in der Schweiz, in Österreich, Italien und Jugoslawien wurden mit Unterstützung des Deutschen Akademischen Austauschdienstes zwei Reisen (1977 und 1978) unternommen. Für diese Länder kann sich die vorliegende Untersuchung also ganz weitgehend auf eigenes Material stützen. Zusätzliches Material stellten das Senckenberg-Museum (Frankfurt/Main) und das Zoologische Museum Hamburg zur Verfügung. Für die Formen *A. pachypus* RATHKE, 1837, *A. pylzowi* SKORIKOV, 1908 und *A. kessleri* SCHIMKEWITSCH, 1886 (richtiger *A. leptodactylus* var. *kessleri*) lagen nur Literaturangaben vor. Im Falle von *A. plyzowi* sind sie so widersprüchlich, daß die Stellung dieser Form zur Zeit nicht zu klären ist.

2. Rekonstruktion der ursprünglichen holozänen Verbreitung

2.1 Die gegenwärtige Verbreitung

Abb. 1 zeigt die gegenwärtige Verbreitung der europäischen Flußkrebse.

Nicht berücksichtigt wurden dabei *Orconectes limosus* und *Pacifastacus leniusculus*, zwei Arten, die aus Nordamerika eingeführt worden sind (*Orconectes* 1890 und *Pacifastacus* seit etwa 1970). *Orconectes* ist über weite Teile Mittel- und Westeuropas verbreitet und kann inzwischen dort zur heimischen Fauna gerechnet werden. *Pacifastacus* wurde vor allem in Skandinavien angesiedelt, in Mittel-Europa gibt es nur vereinzelte Vorkommen (HOFMANN 1980).

Die europäischen Astaciden verteilen sich folgendermaßen:

A. pallipes: Britische Inseln, Iberische Halbinsel, Frankreich, Schweiz, Italien und Dalmatinische Küste Jugoslawiens;

A. torrentium: Balkan (Rumänien, Jugoslawien, Nord-Griechenland), Ungarn, Österreich und deutsche Mittelgebirge bis zur Mosel sowie Nord- und Ost-Schweiz;

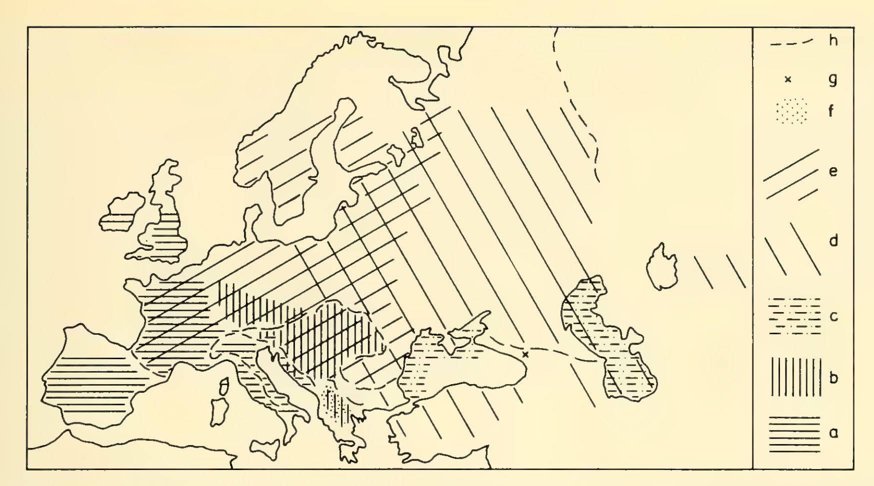


Abb. 1: Die rezente Verbreitung der europäischen Astaciden; a: *A. pallipes,* b: *A. torrentium,* c: *A. pachypus,* d: *A. leptodactylus,* e–g: *A. astacus* (e: *a. astacus,* f: *a. balcanicus,* g: *a. colchicus);* h: Haupt-Wasserscheiden.

A. astacus: von Nord-Griechenland über den ganzen Balkan, ganz Mittel- und West-Europa, Skandinavien und große Teile Ost-Europas (Ukraine, Weißrußland, Polen, Litauen, Lettland, Estland) bis zum Weißen Meer im Norden. Im Pontokaspischen Raum lebt *A. astacus colchicus* isoliert im oberen Rion (Kaukasus).

Die pontokaspischen Formen *(A. leptodactylus, A. pachypus)* haben das größte Verbreitungsgebiet: vom Anatolischen Hochland (Türkei), dem Ost-Balkan, ganz Ost-Europa und Rußland bis zum Ural, mit einem isolierten Vorkommen bei Taschkent.

Aus dem Aral-See sind keine Flußkrebse bekannt. Wieweit der Iran vom Kaspischen Meer aus mit Flußkrebsen besiedelt wurde, ist ebenfalls unbekannt. Für die Türkei gibt es nur spärliche Angaben (Pretzmann 1973). Die aktuelle Verbreitung in Griechenland ist unbekannt.

Außer dem Norden von Korsika und einigen Dalmatinischen Inseln Jugoslawiens sind die Mittelmeerinseln nicht von Flußkrebsen besiedelt. Auf den Britischen Inseln fehlen sie in Schottland und Wales sowie im nördlichen Irland.

2.2 Der Einfluß des Menschen auf die Verbreitung

a) Das Aussetzen von Flußkrebsen

Nach bestimmten Fischarten gehörten die Flußkrebse schon immer zu den beliebtesten Besatztieren, wobei nicht alle Regionen Europas und nicht alle Arten von Flußkrebsen gleichermaßen betroffen sind. Aus den Balkanländern z. B. und dem Pontokaspischen Raum sind keine derartigen Maßnahmen bekannt; hier muß man allerdings damit rechnen, daß keine Dokumente darüber vorliegen.

Die ältesten Berichte über Aussetzungen stammen aus dem 15. Jahrhundert (Diem 1964; Hohenleiter 1967). Ihnen ist zu entnehmen, daß das Einführen von Krebsen in bisher nicht von ihnen besiedelte Gewässer schon damals eine weitverbreitete Praxis war. Der Grund ist damals wie heute derselbe: Flußkrebse gelten als eine der größten Delikatessen; auch wurden bis ins 19. Jahrhundert viele Heilmittel aus den verschiedensten Flußkrebs-Organen gewonnen (Aldrovandi 1642; Gesner 1558). Von daher sind diese Tiere auch schon lange Gegenstand eines regen Handels. Bis zum Beginn des 20. Jahrhunderts war in den meisten Ländern das „Krebsen" ein Privileg des Adels (Diem 1964). Das führte z. B. in der Österreichischen Monarchie dazu, daß bei allen kaiserlichen Residenzen Krebsgewässer eingerichtet werden mußten (Diem 1964). Schon Aldrovandi (1642) berichtet über einen blühenden Handel mit Krebsen, wobei Wien einer der wichtigsten Umschlagplätze war.

Von der kulinarischen Bedeutung der Flußkrebse her wird verständlich, daß *A. torrentium* als einzige Art niemals verschleppt worden ist. Diese Tiere gelten wegen ihrer geringen Größe und ihrer nied-

rigen Fortpflanzungsrate als völlig wertlos für Speisezwecke. Auch galt *A. torrentium* immer wegen seiner vermeintlich hohen Ansprüche an die Wasserqualität für Aussetzungen als ungeeignet. Weit verbreitet war außerdem noch bis zu SMOLIAN (1925) die Meinung, es handele sich bei *A. torrentium* um eine Kümmerform von *A. astacus.* Die Folge davon ist jedenfalls, daß *A. torrentium* mit Sicherheit die einzige Flußkrebsart in Europa ist, deren ursprüngliche natürliche Verbreitung noch heute erhalten ist, wenn man von einer möglichen Dezimierung der Populationen durch Umweltbelastungen und Biotopveränderungen absieht. Die Verbreitung von *A. torrentium* stellt somit den wichtigsten und sichersten Grundpfeiler für die Rekonstruktion der Besiedlungsgeschichte dar.

Aus der kulinarischen Bedeutung wird andererseits klar, warum *A. astacus* am meisten von Aussetzungen betroffen war. Schon der deutsche Name ,,Edelkrebs" deutet darauf hin, daß es sich um die größte und wohlschmeckendste Art handelt. Auch dürfte die große Plastizität von *A. astacus* hinsichtlich der Biotopbeschaffenheit und der Wasserqualität (ALBRECHT 1980) für die Aussetzungen günstig gewesen sein.

Die einzelnen Aussetzungen sind unterschiedlich gut verbürgt. Man kann sagen, daß in Skandinavien (Norwegen, Schweden, Finnland) *A. astacus* mit an Sicherheit grenzender Wahrscheinlichkeit im 16. Jahrhundert eingeführt worden ist (HUITFELD-KAAS 1924; JÄRVI 1910). Eine natürliche Besiedlung dieser Länder ist allerdings auch aus paläogeographischen Gründen nicht vorstellbar (s. u. 3. 2–4). Die wenigen isolierten Vorkommen von *A. astacus* in Frankreich lassen ebenfalls auf Aussetzungen (LAURENT & SUSCILLON 1962) oder nachträgliche Einwanderung durch den Rhein-Rhone-Kanal (s. u.) schließen. Alle Vorkommen von *A. astacus* in der Schweiz sind auf den Menschen zurückzuführen (CARL 1920). Für Rußland sind Aussetzungen am oberen Dnjepr belegt (KESSLER 1874). Was Österreich angeht, kann man davon ausgehen, daß Tirol und Osttirol ursprünglich keine Flußkrebse gehabt haben. Durch das Fischereibuch des Kaisers Maximilian I. (1459–1519) (HOHENLEITER 1967) sind sogar detaillierte Angaben über die einzelnen Aussetzungen erhalten. Schließlich ist auch in fast allen übrigen Ländern immer wieder versucht worden, *A. astacus* einzubürgern, so daß die ursprüngliche Verbreitung dieser Art besonders schwer zu rekonstruieren ist. Das gilt vor allem für Nord-Deutschland und Ost-Europa.

Um 1900 hat man im Deutschen Reich versucht, *A. leptodactylus* einzubürgern, nachdem die *A. astacus*-Bestände durch die sog. Krebspest (eine Pilzkrankheit) erheblich dezimiert waren (DRÖSCHER 1906). (Aus diesem Grund wurde damals auch *Orconectes limosus* nach Deutschland eingeführt; s. o.). Von daher ist unklar, wie weit *A. leptodactylus* durch natürliche Einwanderung nach Ost- und Mittel-Deutschland vorgestoßen war. In Rußland schließlich wurde *A. leptodactylus* nach Sibirien verfrachtet (KESSLER 1874).

Von eminenter Bedeutung sind die Einführungen von *A. pallipes.* Nach GERSTFELDT (1859) wurden diese Flußkrebse in Irland zu Beginn des 19. Jahrhunderts ausgesetzt. In England kam *A. pallipes* ursprünglich nur im Süden vor (HUXLEY 1879; THOMAS & INGLE 1971), Schottland und Wales sind heute noch nicht besiedelt. Ob und wie oft *A. pallipes* überhaupt natürlicherweise nach England gelangt ist, läßt sich nicht mehr erschließen (s. u.). Nach Portugal ist *A. pallipes* erst 1931 gekommen (MATEUS 1937).

Eine alte Streitfrage ist die Besiedlung Spaniens. Noch HUXLEY (1879) ging davon aus, daß es auf der Iberischen Halbinsel keine Flußkrebse gäbe. Der erste Nachweis stammt von HOLDSWORTH (1880), der gleichzeitig vermutete, daß die Tiere ausgesetzt worden seien, da sie nur in der Nähe von Madrid in einem sehr kleinen Areal zu finden waren. Einen zweiten Fund im Guadiana meldet BALSS (1925). Er geht von natürlichen Vorkommen aus. Daß es aber ursprünglich in Spanien keine Flußkrebse gegeben hat, ist ALDROVANDI (1642; Lib. II, S. 45) zu entnehmen: ,,Ubique in Europa sicubi non desunt fluvii torrentes, rivi aut lacus abundant, tamen id Hispania, licet non desint flumina inveniri negantur." Man muß also davon ausgehen, daß die Iberische Halbinsel nie natürlicherweise von Flußkrebsen besiedelt worden ist.

Auch für Korsika muß man eine nachträgliche Einführung annehmen, obwohl sie bisher nicht zu beweisen ist. Die dortigen Populationen sind von *A. pallipes* in Frankreich nicht zu unterscheiden (LAURENT & SUSCILLON 1962).

Wie wichtig es für die Rekonstruktion der ursprünglichen Verbreitung der Flußkrebse ist, die Geschichte der Aussetzungen so genau wie möglich zu verfolgen, zeigt abschließend das Beispiel Graubünden (Schweiz). Hier gibt es ein isoliertes Vorkommen von *A. pallipes* (1978 noch 8 Fundorte), dessen Entstehung zoogeographisch kaum zu erklären ist. Da eine postglaziale Einwanderung unmöglich ist, postulierte BOTT (1972) für die Flußkrebse der Alpen glaziale Refugien in über 2500 m Höhe, obwohl CARL (1920; S. 31), dessen Arbeiten und dessen Tiermaterial ihm vorlagen, schreibt:

«L'aire grisonne est absolument disjointe; elle s'explique le plus aisement par une introduction artificielle,.. Cette hypothese est d'autant plus vraisemblable, qu'une partie des stations grisonnes d'*A. pallipes* (...) sont dans le voisinage de chateaux ou de convents.» Der Beweis schließlich für die Einbürgerung von *A. pallipes* in Graubünden findet sich bei OBRECHT & NIGGLI (1929; S. 34)[1]: ,,Es fällt heute einem Grüscher nicht ein, einen Krebs als ein seltenes Tier zu betrachten, trotzdem er nur an wenigen Stellen der Schweiz vorkommt. Er ist zwar auch bei uns nicht alteingesessen, denn Major von Ott ist es gewesen, der die ersten Exemplare mit aus Holland brachte und sie im Gute Äralia, das sein eigen war, aussetzte. Ungeheuer rasch verbreitete er sich und bevölkerte bald alle Gewässer unserer Gegend."

b) Kanalbauten

Seit dem 18. Jahrhundert sind in Europa so viele Kanäle gebaut worden, daß mittlerweile vom Atlantik bis zum Kaspischen Meer alle Stromsysteme miteinander in Verbindung stehen. Daß durch die Kanalverbindungen auch für die Flußkrebse neue Ausbreitungsmöglichkeiten entstanden, liegt auf der Hand. Ein anschauliches Beispiel bietet *Orconectes limosus*, der 1890 in der Neumark (Pommern) ausgesetzt wurde und inzwischen längst Frankreich erreicht hat (THIENEMANN 1950). Für die Astaciden sind vor allem die Kanalbauten des 18. und 19. Jahrhunderts von Bedeutung, da seit der Industrialisierung die Wasserqualität so schlecht geworden ist, daß die meisten neueren Kanäle für europäische Flußkrebse nicht mehr bewohnbar sind (*Orconectes* ist weit weniger empfindlich).

Schon KLUNZINGER (1882) weist darauf hin, daß *A. pallipes* durch den Rhein-Rhone-Kanal (fertiggestellt 1834) ins Elsaß gelangt ist, wo er vorher nicht zu finden war. *A. astacus* konnte wahrscheinlich in umgekehrter Richtung durch diesen sowie den Rhein-Marne-Kanal (fertiggestellt 1853) nach Frankreich einwandern. Der Main-Donau-Kanal von 1845 könnte die Wanderung von *A. astacus* und *A. torrentium* nach Norden begünstigt haben.

Wichtig sind aber vor allem die russischen Kanäle, deren Bau unter Peter d. Gr. (1672–1725) begonnen wurde. Spätestens seit 1848 gibt es eine Verbindung vom Schwarzen Meer zur Ostsee und vom Kaspischen Meer zum Weißen Meer und zur Ostsee sowie eine Querverbindung zwischen Wolga und Don. Es ist sicher, daß *A. leptodactylus* erst durch diese Kanalverbindungen ins Baltikum, nach Polen und Ost-Deutschland gelangen konnte (KESSLER 1874). *A. leptodactylus* war also ursprünglich auf den Pontokaspischen Raum mit seinen Flußsystemen beschränkt.

2.3 Die ursprüngliche holozäne Verbreitung der europäischen Flußkrebse

Nach Berücksichtigung der anthropogenen Einflüsse zeigt die ursprüngliche Verbreitung der europäischen Flußkrebse (Abb. 2) ein wesentlich anderes Bild als die gegenwärtige (Abb. 1). Das Vorkommen konzentriert sich auf die Balkan- und Donau-Länder, Italien und Frankreich sowie auf den Pontokaspischen Raum.

Ungeklärt bleibt die Frage einer natürlichen Besiedlung Nord-Deutschlands und Ost-Europas sowie Korsikas und Englands.

Bei BELL (1920) finden sich zwei Angaben über pleistozäne Funde von *A. pallipes* aus Mittel-England. Leider sind diese Angaben problematisch: BELL gibt lediglich eine Aufzählung verschiedener Funde ohne jede Beschreibung. Man erfährt weder, welche Teile der Tiere erhalten sind, noch, nach welchen Kriterien sie bestimmt wurden. Es fehlt auch jede Angabe, wo die Stücke hinterlegt sind. Selbst wenn es sich tatsächlich um *A. pallipes* handelt,

---

[1]) Den Hinweis auf dieses Literaturzitat verdanke ich Herrn Dr. U. Senn aus Schiers (Graubünden, Schweiz).

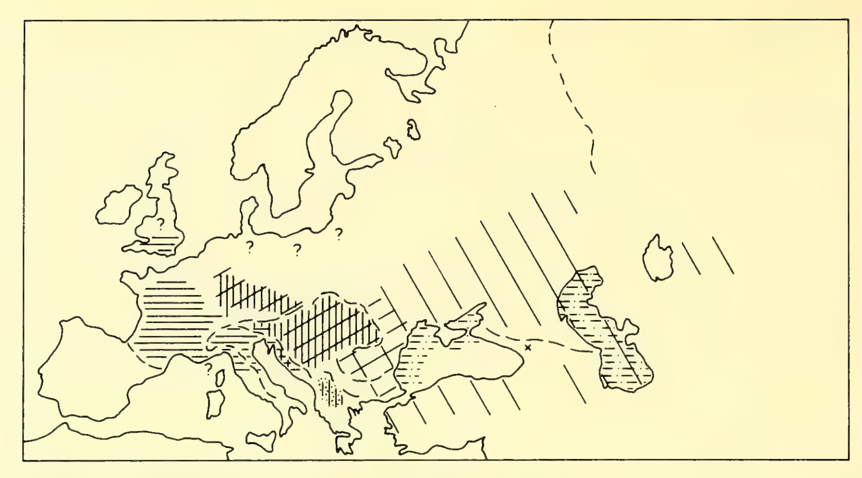


Abb. 2: Ursprüngliche holozäne Verbreitung der europäischen Astaciden; '?': Verbreitung unsicher, übrige Legende s. Abb. 1.

müssen diese Funde von einer präglazialen Einwanderungsstelle stammen, die im Pleistozän zugrunde ging. Die heutigen englischen Populationen von *A. pallipes* sind nur als postglaziale Neueinwanderungen zu verstehen (s. u., 3.6).

Das gleiche gilt für pliozäne Flußkrebs-Funde in Willershausen (Nord-Deutschland; Geologisch-Paläontologisches Institut und Museum Göttingen). Auch sie müssen einer präglazialen Einwanderungswelle entstammen, die das Pleistozän nicht überlebte.

Im übrigen ist die ursprüngliche Verbreitung sehr viel klarer und übersichtlicher als die gegenwärtige (vgl. Abb. 2 mit 1): *A. pallipes* besiedelt Frankreich, die West-Schweiz, Italien und die Dalmatinische Küste Jugoslawiens, wo es zu einem eng begrenzten sympatrischen Vorkommen mit *A. torrentium* kommt. Die Verbreitung von *A. astacus* (mit Ausnahme der pontokaspischen Unterart *A. a. colchicus)* deckt sich weitgehend mit der von *A. torrentium.* Nur im Ohrid-See ist die Unterart *A. a. balcanicus* ohne Konkurrenz. Die pontokaspischen Formen schließlich sind auf den Pontokaspischen Raum beschränkt. Dabei zeigt sich im einzelnen folgendes Bild: *A. leptodactylus* hat das größte Areal. Darunter fallen fast alle Zuflüsse des Schwarzen Meeres, die nördlichen Zuflüsse des Kaspischen Meeres und das Kaspische Meer selbst *(A. leptodactylus* var. *caspicus)* sowie ein völlig isoliertes Gebiet östlich des Aral-Sees.[2]) *A. pachypus* – wie *A. leptodactylus* var. *caspicus* eine reine Brackwasserform – besiedelt das Schwarze und Kaspische Meer.

Unter diesen pontokaspischen Formen bewohnt *A. astacus colchicus* ein kleines, völlig isoliertes Areal im oberen Rion-System (Kaukasus) östlich des Schwarzen Meeres.

3. Überlegungen zur Besiedlungsgeschichte

3.1 Voraussetzungen

Bei dem nachstehend wiedergegebenen Versuch einer raumzeitlichen Rekonstruktion der Evolution der europäischen Astaciden sind folgende Voraussetzungen wichtig:

[2]) Diese Populationen wurden bisher als eigene Art *A. kessleri* betrachtet; es handelt sich aber höchstwahrscheinlich lediglich um eine Varietät von *A. leptodactylus* (s. o., 1) (ALBRECHT 1980).

1. Die ursprüngliche holozäne Verbreitung, wie sie im Abschnitt 2 rekonstruiert wurde.
2. Die wenigen fossilen Zeugnisse einer temporären Süßwasser-Invasion im Alttertiär Frankreichs und Mittel-Europas und einer ebenfalls temporären präglazialen Besiedlung Englands.
3. Ein morphologisch-biochemisch begründeter Stammbaum der europäischen Astaciden.
4. Daten über die Biotopansprüche bestimmter Arten und über natürliche Bastardierungen.
5. Neuere Ergebnisse der paläogeographischen Forschung.

Weil Fossilbelege ganz weitgehend fehlen, kommt Punkt 5 wesentliche Bedeutung zu. Es erscheint berechtigt, paläogeographische Ergebnisse in größerem Umfang heranzuziehen, weil die einschlägige Forschung in Südosteuropa gerade in den vergangenen zehn Jahren große Fortschritte gemacht hat. Ihre oft überraschenden Resultate sind z. T. noch gar nicht im Zusammenhang überdacht oder mit älteren Untersuchungen verglichen worden. Man kann jedoch davon ausgehen, daß über die Grundzüge der Entwicklung der Paratethys, wie sie vor allem von SENES (1960, 1961, 1969) erarbeitet wurden, Einigkeit besteht. Sie wurden in jüngster Zeit durch Tiefseebohrungen im Mittelmeer und Schwarzen Meer bestätigt (HSÜ 1972, 1978).

Natürlich sind verschiedene Einzelphasen und lokale Entwicklungen auch heute noch ungeklärt, doch lassen sich die großen Schritte der europäischen Flußkrebsevolution mit dem Schicksal der Paratethys im Neogen verbinden. Zur Ergänzung müssen lediglich einige paläogeographische Ergebnisse der Eiszeitforschung hinzugezogen werden.

Nimmt man die paläogeographischen Ereignisse von Neogen und Pleistozän zusammen, so ergeben sich jedenfalls genügend Möglichkeiten für artbildende Separation (geographische Isolation) von Flußkrebspopulationen und nachträglichen Barrieren-Fortfall unter Entstehung von Sympatrie.

3.2 Der Übergang Meer – Süßwasser im Tertiär

a) Die temporäre Süßwasser-Invasion im Paläogen

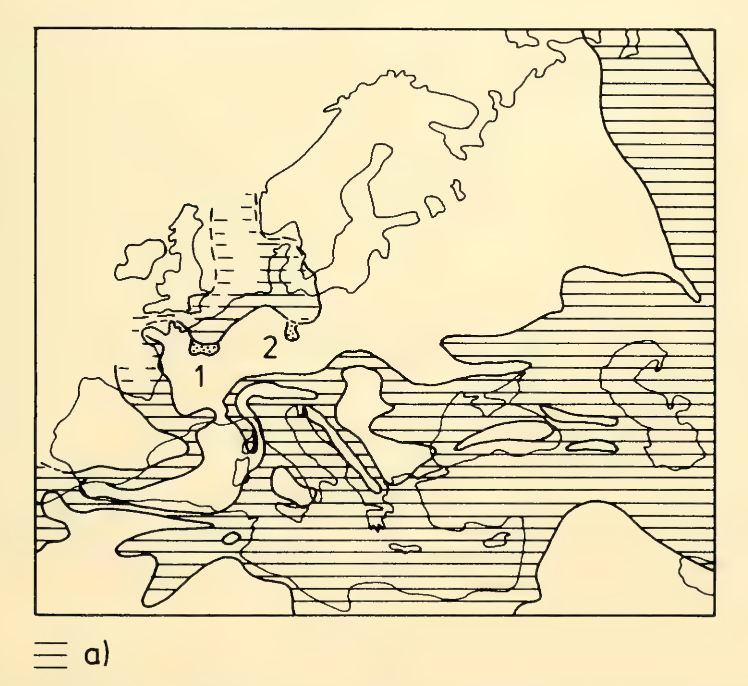
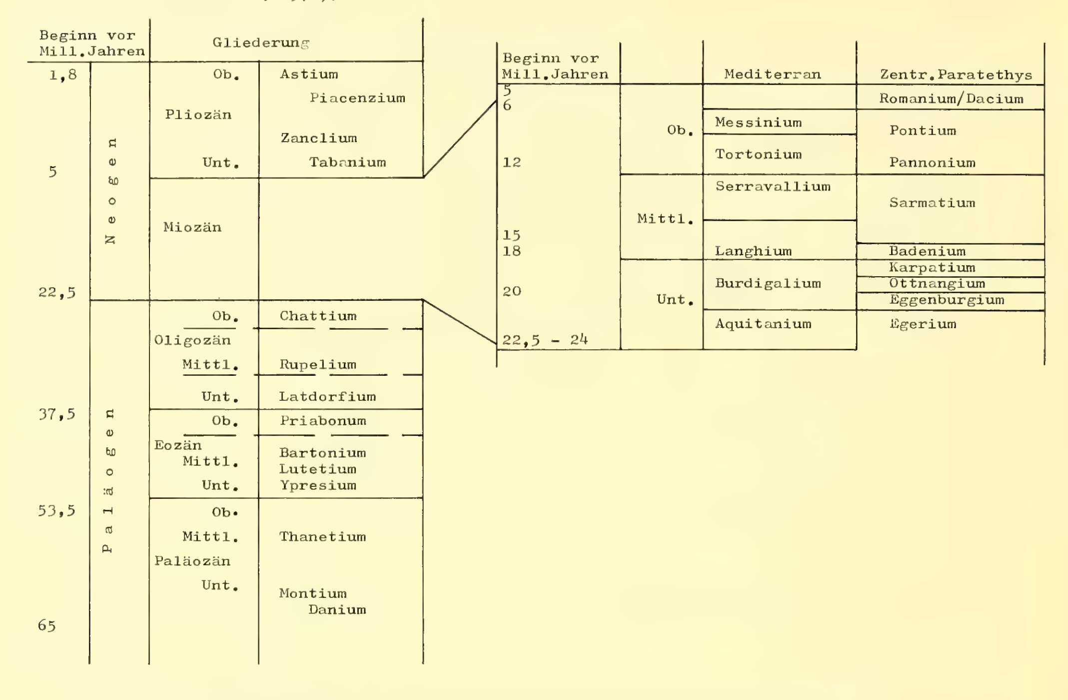


Abb. 3: Europa im Paläogen: Entwicklung im Mittel-Eozän (n. BRINKMANN/KRÖMMELBEIN 1976); 1 (Pariser Becken), 2 (Geiseltal, Halle): Regression im Mittel-Eozän, Transgression im Oligozän; a: marin epikontinentale Entwicklung.

Tab.1: Gliederung und Schichtenfolge des Tertiär in Europa (n. BRINKMANN/KRÖMMELBEIN 1976; Miozän n. STEININGER et al. 1976).



Beginn vor Mill. Jahren		Gliederung	
1,8	Neogen	Pliozän Ob.	Astium
			Piacenzium
		Pliozän Unt.	Zanclium
5			Tabanium
		Miozän	
22,5	Paläogen	Oligozän Ob.	Chattium
		Mittl.	Rupelium
		Unt.	Latdorfium
37,5		Eozän Ob.	Priabonum
		Mittl.	Bartonium
			Lutetium
		Unt.	Ypresium
53,5		Paläozän Ob.	
		Mittl.	Thanetium
		Unt.	Montium
			Danium
65			

Beginn vor Mill. Jahren		Mediterran	Zentr. Paratethys
5	Ob.		Romanium/Dacium
6		Messinium	Pontium
12		Tortonium	Pannonium
	Mittl.	Serravallium	Sarmatium
15			
18		Langhium	Badenium
	Unt.	Burdigalium	Karpatium
			Ottnangium
20			Eggenburgium
22,5 - 24		Aquitanium	Egerium

Die Vorfahren der Flußkrebse waren zweifellos Meeresbewohner, die wahrscheinlich den heute noch marinen Nephropsiden (besonders *Nephrops*) ähnlich sahen und wie diese auf die im Paläozän ausgestorbenen Erymiden zurückgehen.

Die ältesten Fossilfunde von europäischen Flußkrebsen aus limnischen Sedimenten gehören in das Paläogen. Es handelt sich um *Astacus edwardsi* van Straelen, 1928 aus dem Pariser Becken (Paläozän: Thanetium) und A. spec. Beurlen, 1938 aus dem Geiseltal (Eozän: Lutetium). Der mittel- und westeuropäische Raum war damals einem mehrfachen Wechsel von Transgression und Regression der Tethys unterworfen.

Die Süßwasserlebensräume des Pariser Beckens und des Geiseltales (Abb. 3: 1 und 2) waren jeweils ausgesüßte Restseen einer Regression, wo *A. edwardsi* und *A.* spec. passiv zurückblieben und sich an das Süßwasser anpaßten. Bei der nächsten Transgression aber wurden diese Lebensräume wieder zerstört. Der ganze Prozeß vom Beginn der Regression bis zur erneuten Überflutung dauerte jeweils nur wenige Millionen Jahre.

Daß im Paläogen zweimal unabhängig Vorfahren der Flußkrebse in Europa sich an das Leben im Süßwasser anpassen konnten – und das in jeweils recht kurzer Zeit – zeigt, daß spätestens seit Beginn des Tertiärs die physiologische Präadaptation zur Gewöhnung an Süßwasser vorhanden war, so daß es lediglich geeigneter geographischer Verhältnisse bedurfte, um eine dauerhafte Besiedlung zu erreichen. Die geologischen Vorgänge, die dazu führten, begannen aber erst im Miozän mit der allmählichen Einengung der Tethys und der Entstehung der Paratethys.

b) Die Bedingungen für eine dauerhafte Besiedlung

Wenn Flußkrebse im Zuge von Regressionen in aussüßenden Restseen ehemaliger Meeresgebiete entstehen, so liegt der Schluß nahe, daß die rezenten europäischen Flußkrebse überlebende Zeugen des letzten großräumigen Vorgangs dieser Art in Europa darstellen. Damit richtet sich das Augenmerk auf die bereits erwähnte Paratethys.

Dieses nördliche Nebenmeer der Tethys, das sich ursprünglich vom Rhone-Becken über die nordalpine Vortiefe, das Wiener Becken, die Ungarische Tiefebene (Pannonisches Becken), die untere Donau (Dazisches Becken) und das Pontokaspische Becken bis über den Aral-See hinaus erstreckte, war bis ins Ottnangium (Unteres Miozän, Tab. 1) noch breit zur Tethys geöffnet (s. u. Abb. 5, a). Die europäische Tethys hatte ihrerseits damals noch breite Verbindungen mit Atlantik und Indopazifik.

Gegen Ende des Ottnangiums, d. h. vor ca. 19 Millionen Jahren, führte die Drift der Afrikanischen Platte nach Norden dazu, daß die Verbindung der Tethys mit dem Indischen Ozean geschlossen wurde. Durch den Aufprall der Afrikanischen Platte auf den Asiatischen Kontinent bildeten sich die Alpen, die Dinariden, die Griechischen Berge und das Taurus-Gebirge (S-Türkei). Diese Kette entstehender Gebirge leitete die Trennung der Paratethys von der mediterranen Rest-Tethys ein. Damit begann die Eigengeschichte der Paratethys und ihr allmählicher Zerfall, der erst an der Wende Miozän/Pliozän vor ca. 5 Millionen Jahren einen gewissen Abschluß erreichte (s. u. Abb. 6, b).

Ein Vergleich der Paratethys-Karten (Abb. 5 und 6) mit dem holozänen Verbreitungsmuster der rezenten Astaciden (Abb. 2) läßt – abgesehen von den westlichen Arealen – weitgehende Entsprechungen erkennen. Vor einer Übersetzung der holozänen Verteilung in die raumzeitlichen Bedingungen der Paratethys muß jedoch zunächst auf die Verwandtschaftsverhältnisse unter den rezenten europäischen Flußkrebsarten eingegangen werden.

3.3 Die Verzweigungssequenz des Astaciden-Stammbaums

Aus morphologischen und z. T. biochemischen Befunden, die an anderer Stelle mitgeteilt wurden (Albrecht 1980; Albrecht & von Hagen 1981), ergibt sich der in Abb. 4 wiedergegebene Stammbaum der europäischen Astaciden. Er läßt erkennen, daß *A. astacus* infolge einer frühen Abspaltung den vier übrigen Arten allein gegenübersteht. *A. astacus* verbindet sehr ursprüngliche Merkmale mit einer Populationsdifferenzierung, die bereits unterartliches Niveau erreicht hat. Man kann drei morphologisch gut definierbare Unterarten unterscheiden: *A. astacus astacus, A. a. balcanicus* und *A. a. colchicus.* Die beiden letztgenannten sind morphologisch am ursprünglichsten.

Die vier übrigen Arten *(A. pachypus, A. leptodactylus, A. pallipes* und *A. torrentium)* müssen sich nach einer kurzen gemeinsamen Evolutionsstrecke in zwei Linien aufgespalten haben, nämlich in die Vorfahren der beiden Artenpaare *A. pachypus-A. leptodactylus* und *A. pallipes-A. torrentium.* Das erstgenannte Artenpaar ist *A. astacus* am ähnlichsten geblieben. Diese Ähnlichkeit kommt einmal in zahlreichen morphologischen Symplesiomorphien zum Ausdruck, andererseits in der Tatsache, daß *A. leptodactylus* und *A. astacus* nicht nur im Laborexperiment, sondern auch im Freiland bei sekundärer Intergradation gelegentlich bastardieren (Cukerzis 1964).

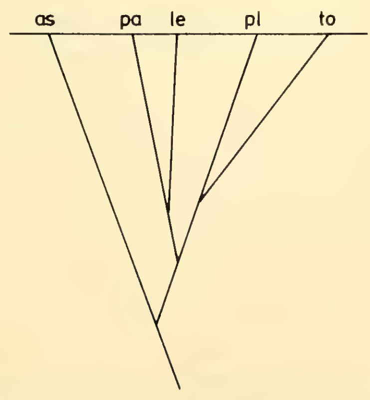


Abb. 4: Stammbaum-Entwurf für die europäischen Astaciden (n. Albrecht, H. & V. Hagen, H. O. 1981); as: *A. astacus,* le: *A. leptodactylus,* pa: *A. pachypus,* pl: *A. pallipes,* to: *A. torrentium.*

Die Ähnlichkeit der Arten *A. astacus, A. leptodactylus* und *A. pachypus* sowie ihre bedeutende Körpergröße könnten darauf zurückzuführen sein, daß alle drei relativ lange in ihrem ursprünglichen Milieu geblieben sind, das man als marin bis brackig bezeichnen müßte. *A. pachypus* ist typischerweise noch heute eine reine Brackwasserform, *A. leptodactylus* lebt gegenwärtig wenigstens im Kaspi-See im Brackwasser, und *A. astacus* offenbarte im Experiment eine erstaunliche Brackwassertoleranz: 20‰ auf unbestimmte Zeit (Herrmann 1931).

Demgegenüber sind *A. pallipes* und *A. torrentium* viel stärker an das Leben im Süßwasser angepaßt, wobei offenbar *A. torrentium* mit verschiedenen morphologischen Spezialisierungen die Extremform darstellt (Albrecht 1980). Die Populationsdifferenzierung hat bei diesen beiden Arten ebenso wie bei dem Artenpaar *A. pachypus-A. leptodactylus* noch nicht das Niveau von Unterarten erreicht. Man kann nur Einheiten von infrasubspezifischem Rang (Varietäten oder Formen) anerkennen.

Insgesamt stellt die Verzweigungssequenz des mitgeteilten Stammbaums ein zeitliches Schema dar, das man bei der Suche nach Beziehungen zwischen holozäner Artenverteilung und Paratethys-Gliederung berücksichtigen muß.

3.4 *A. astacus* als „Altschicht“

Wann und auf welche Weise sich *A. astacus* von dem gemeinsamen Vorfahren der übrigen Arten trennte, ist wohl kaum noch erschließbar. Eine erste Unterteilung der Paratethys im frühen Karpatium (vgl. Tab. 1) könnte sich noch im marinen Milieu im Sinne dieser ersten Populationsdifferenzierung ausgewirkt haben. Damals (Abb. 5, b) zerfiel die Paratethys in einen zentralen Bereich, nämlich Pannonisches Becken (pa) und Karpathensee (ka), und einen östlichen Bereich, das Pontokaspische Becken (pk). (Die westlichen Paratethys, d. h. Rhone-Graben und nordalpine Molasse, waren zu dieser Zeit längst verlandet.)

Seit der Wiedervereinigung der beiden Bereiche im unteren Badenium (Abb. 5, c) hätten dann zwei getrennte Flußkrebsarten nebeneinander in der Paratethys gelebt und sich in unterschiedlicher Weise weiterdifferenziert. Denkalternativen zur Entstehung von *A. astacus* sind:

1. Die marine Astaciden-Fauna der Paratethys bestand von Anfang an aus zwei getrennten Arten.
2. *A. astacus* blieb bis in das obere Pontium ein Bewohner der Tethys und „floh“ erst vor der großen Austrocknung des Mittelmeeres (s. u.) durch die Verbindungskanäle (Abb. 6,a) in die von den Geschwisterarten bewohnte Paratethys.

Auf jeden Fall ist *A. astacus* einmal im Gesamtbereich der Paratethys verbreitet gewesen; das lassen die Areale der einzelnen Unterarten erkennen, die vom Ohrid-See *(A. astacus balcanicus)* bis zum Rion östlich des Schwarzen Meeres *(A. a. colchicus)* reichen. Die rezente, z. T. deutlich reliktäre Verbreitung veranschaulicht aber zugleich, daß *A. astacus* die unterlegene „Altschicht“ darstellt, die sich nur auf zweierlei Weise behaupten konnte: isoliert in kleinen peripheren Arealen (Ohrid-See und oberer Rion; s. u. 3.5) oder in konsequenter Sympatrie (i. w. mit *A. torrentium;* s. Abb. 2). Möglicherweise ist auch die in der Literatur widersprüchlich beschriebene und unklare Form *A. pylzowi* Skorikov, 1908 aus einem isolierten Gebiet westlich des Kaspi-Sees eine periphere Reliktpopulation der Altschicht.

3.5 Die Entstehung der vier übrigen Arten

Die weitere Aufspaltung des Astaciden-Stammbaums läßt sich wesentlich leichter bestimmten paläogeographischen Konstellationen zuordnen, als es bei *A. astacus* möglich ist.

Die beiden Artenpaare *A. pallipes-A. torrentium* und *A. pachypus-A. leptodactylus* kann man anhand ihrer holozänen Verbreitung (Abb. 2) zwanglos mit dem zentralen bzw. östlichen Bereich der Paratethys (Abb. 6, a) in Zusammenhang bringen. Der zentrale Bereich (hauptsächlich vom Pannonischen Becken gebildet) hat eine lange Süßwassertradition, die schon im Pannonium eingeleitet wurde und paßt damit auch in dieser Hinsicht zu dem Artenpaar *A. pallipes-A. torrentium,* dessen Morpho-

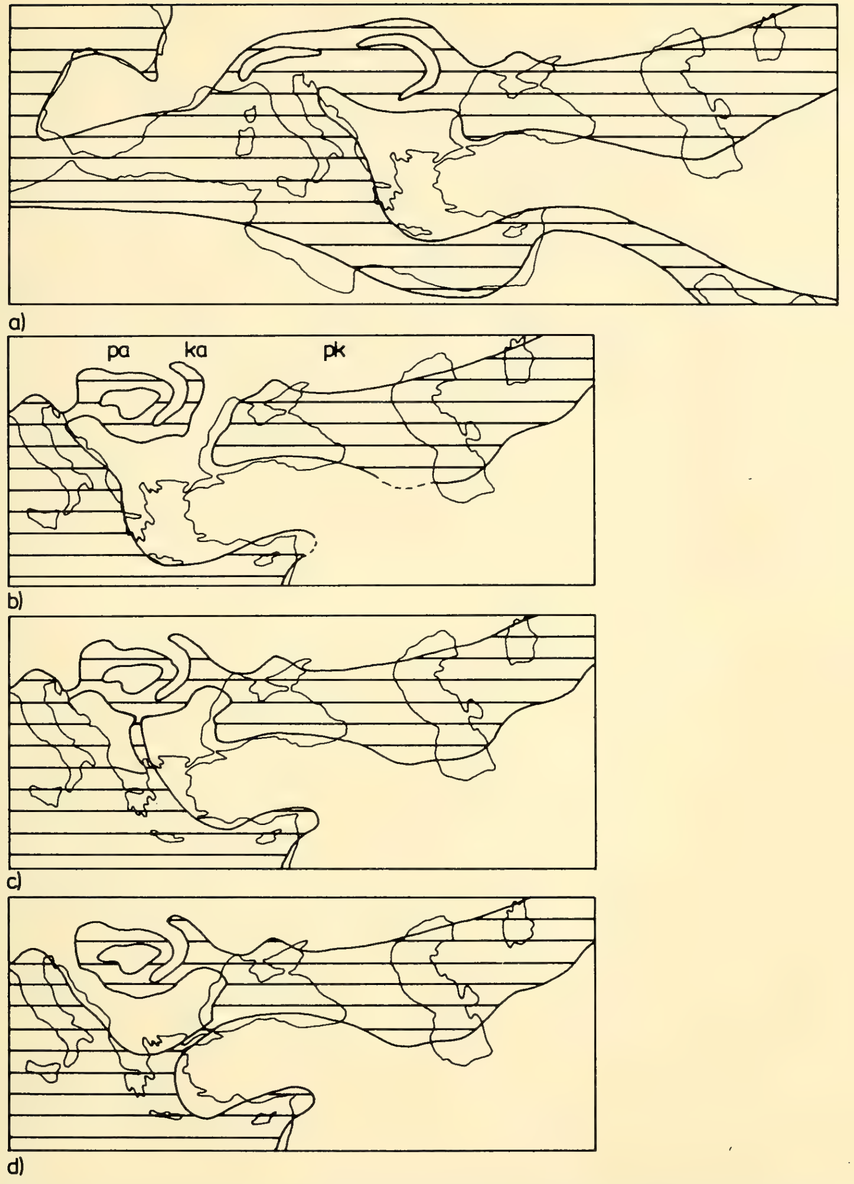


Abb. 5: Die Entwicklung der Paratethys im Mittleren Miozän (n. Angaben von HSÜ 1978; SENES 1969; STEININGER et al. 1976); ka: Karpathensee, pa: Pannonisches Becken, pk: Pontokaspisches Becken. a) Ottnangium, b) Karpatium, c) unteres Badenium, d) oberes Badenium; vgl. Tab. 1.

logie eine längere limnische Evolutionsstrecke nahelegt (s. o.). Der östliche Bereich, das Pontokaspische Becken, behielt einen brackigen Charakter.

Es ist denkbar, daß dieser Milieu-Unterschied bereits zu einer Zeit separierend wirkte, als beide Bereiche noch in Verbindung standen (Abb. 6, a). Damit wäre bereits im oberen Pontium die Scheidung in einen pannonischen und einen pontokaspischen Ahn vollzogen. Die weitere Aufspaltung dieser beiden Ahnformen hängt dann wahrscheinlich mit dem „Auslaufen" der Paratethys in das Mittelmeer und ihrem Zerfall in einzelne Restgewässer zusammen.

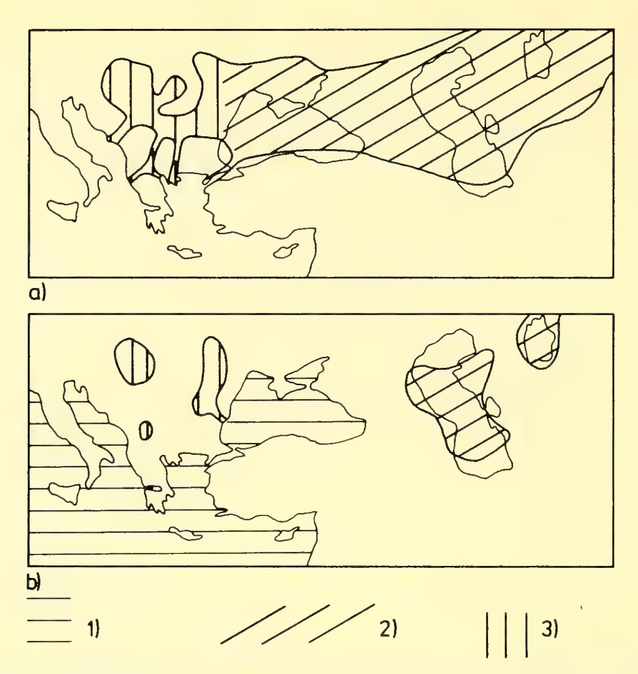


Abb. 6: Die Entwicklung der Paratethys an der Wende Miozän/Pliozän (n. Angaben von Hsü 1978; Senes 1969; Steininger et al. 1976); 1: marin, 2: brackig, 3: Süßwasser. a) oberes Pontium, b) Miozän/Pliozän.

Betrachten wir zunächst die paläogeographischen Ereignisse: Im oberen Pontium (= Messinium; vgl. Tab. 1) wurde das Mittelmeer vom Atlantik isoliert, da sich aus tektonischen Gründen die Straße von Gibraltar schloß. Weil die großen Flüsse aus Mittel- und Ost-Europa von der Paratethys abgefangen wurden und dort zu einer immer stärkeren Aussüßung führten, mußte das Mittelmeer völlig austrocknen ('messinian event', 'salinity crisis'; vgl. Ruggieri 1967; Hsü et al. 1977; Por 1978). Von der Paratethys her wuchs nun das Gefälle zum ausgetrockneten Mittelmeer derart, daß sich durch Erosion mehrere Kanäle bildeten, durch die Süßwasser in das Mittelmeerbecken abfloß und dort zur Bildung einzelner oligohaliner Seen führte (Abb. 6, a). Es gab mindestens drei solcher Kanäle: Einer führte durch Jugoslawien in das Adriatische Becken, ein zweiter durch die Morava/Vardar-Senke durch Makedonien in das Adriatische und Ägäische Becken, ein dritter durch den Bosporus. Die Existenz eines vierten Kanals durch Bulgarien ist noch nicht ganz geklärt (vgl. Sonnenfeld 1974). Hsü (1978) hält den Ohrid-See für einen Rest des makedonischen Kanals. Mit hoher Sicherheit aber dürfte die noch heute bestehende Verbindung zwischen Vardar und Morava auf diesen Kanal zurückzuführen sein.

Das Abfließen in das ausgetrocknete Mittelmeer führte jedenfalls am Ende des Miozäns zum endgültigen Zerfall der Paratethys: Vom Pannonischen Becken blieb ein kleinerer Süßwassersee in der Ungarischen Tiefebene, der Karpathensee, durch den die Ur-Donau in das Schwarze Meer floß und der wahrscheinlich erst im Quartär verlandete (Hsü 1978), und der Ohrid-See. Das Pontokaspische Bekken aber zerfiel in das Schwarze und Kaspische Meer und den Aral-See, drei bis zum Beginn des Quartärs voneinander isolierte Brackwasserbecken (s. o. 2, c).

Am Übergang vom Miozän zum Pliozän brach nun die Straße von Gibraltar wieder durch, und das Mittelmeer wurde innerhalb kurzer Zeit mit Wasser aus dem Atlantik gefüllt, das bis in das Schwarze Meer transgredierte (Abb. 6, b). Die Appenin-Halbinsel – vor der pontischen Austrocknung noch Meeresboden der Tethys – wurde erstmals nicht überflutet und blieb seither landfest.

Die Situation im oberen Pontium (Abb. 6, a) ist wahrscheinlich der Ausgangspunkt für die Abspaltung von *A. pallipes* von der mit *A. torrentium* gemeinsamen Ahnform. Der erwähnte nördliche

(trans-jugoslawische) Abflußkanal der Paratethys bot Gelegenheit zur Durchquerung der weitgehend ausgetrockneten Adria und zur Einwanderung in italienische Flüsse. Die Wiederauffüllung des Mittelmeeres isolierte dann *A. pallipes* von den östlichen Populationen, die sich mit einem Verbreitungszentrum in der Ungarischen Tiefebene bzw. im Karpathenbogen und Jugoslawien zu *A. torrentium* entwickelten.

A. pallipes wäre demnach im nordwest-adriatischen Raum entstanden. Das in einer früheren Arbeit (ALBRECHT i. Druck) vermutete Zentrum im Rhone-Becken läßt sich aus morphologischen Gründen nicht aufrechterhalten. Der westliche Mittelmeerraum kommt als Ursprungszentrum auch deshalb nicht in Frage, weil dann nicht zu erklären wäre, warum die Iberische Halbinsel und die Balearen von *A. pallipes* nicht besiedelt wurden.

Wahrscheinlich ist *A. torrentium* seinerzeit durch den makedonischen Kanal, eine weitere Abflußrinne der Paratethys (Abb. 6, a), nach Makedonien gelangt. Sofern der im frühen Pliozän entstandene Ohrid-See wirklich der Rest einer westlichen Verzweigung dieser Rinne ist, lag auch er auf dem Wanderweg von *A. torrentium.* Eigenartigerweise hat sich jedoch die erwähnte Unterart von *A. astacus* (nämlich *A. a. balcanicus)* erhalten.

Das Ausfließen der Paratethys nach Westen ergab nun auch im östlichen Bereich günstige Bedingungen für eine Artaufspaltung. Kaspisches und Schwarzes Meer bildeten sich seit der Wende Miozän/Pliozän als getrennte Restseen der ,,entwässerten" Paratethys aus. Zu der rezenten Verbreitung der Flußkrebse im Pontokaspischen Raum (Abb. 1 u. 2) paßt am besten die Vorstellung, daß sich im Schwarzen Meer *A. pachypus* und im Kaspischen Meer *A. leptodactylus* entwickelte.

3.6 Die post-tertiäre Entwicklung

Man kann annehmen, daß sich während des Pliozäns, d. h. in einem Zeitraum von ca. 3 Millionen Jahren, die vier Arten *A. pallipes, A. torrentium, A. pachypus* und *A. leptodactylus* und wohl auch die drei Unterarten von *A. astacus* ausformten.

Das Pleistozän sorgte dann für sekundäre Überlappungen der Areale von *A. pallipes* und *A. torrentium* bzw. *A. pachypus* und *A. leptodactylus,* wobei diese Formen ihren inzwischen erreichten Artcharakter unter Beweis stellten. Darüberhinaus legte das Pleistozän eine ,,Startlinie" für die nordwärts gerichtete postglaziale Ausbreitung der Flußkrebse in Europa fest.

Die sekundäre Gebietsüberlagerung bei *A. pallipes* und *A. torrentium* ist sehr wahrscheinlich auf die Elster-Kaltzeit (Mittel-Quartär) zurückzuführen. Während dieser Kaltzeit kam es zur größten Vergletscherung Europas (WOLDSTEDT 1969). In den gewaltigen Eismassen war so viel Wasser gebunden, daß der Meeresspiegel allgemein um etwa 200 m absank. Für das Mittelmeer spricht man von der Römischen Regression, die dazu führte, daß das Adriatische Becken größtenteils trockenlag (Abb. 7, b). In dem ausgetrockneten Becken trafen sich die Flußsysteme Mittel- und Nord-Italiens und der Dalmatinischen Küste Jugoslawiens (BOSELLINI 1971; WOLDSTEDT 1958).

Bringt man damit die rezente Verbreitung von *A. pallipes* in Jugoslawien in Beziehung, so zeigt sich eine erstaunliche Übereinstimmung (Abb. 7, b). Die Verbreitung reicht im Süden genauso weit wie die Austrocknung der Adria während der Römischen Regression. Wenn man bedenkt, daß *A. pallipes* heute entlang der gesamten Adriaküste in Gewässern lebt, die untereinander keine Verbindung haben, so legt sich nahe, daß *A. pallipes* durch die Flußverbindungen der ausgetrockneten Adria wanderte und auf diese Weise in das Areal von *A. torrentium* eindrang. Die beiden Arten scheinen in Dalmatien völlig unvermischt nebeneinanderzuleben.

Möglichkeiten für einen wechselseitigen Faunenaustausch zwischen Kaspi-See und Schwarzem Meer bestanden während des Pleistozäns mehrfach. Die Manytsch-Niederung wurde mindestens dreimal überflutet, zunächst im frühen Pleistozän (Tschauda/Apscheron und Alteuxinus/Baku) und dann nochmals im Jung-Pleistozän (Kangarat/Atel) (BRINKMANN/KRÖMMELBEIN 1976; CASPERS 1957; ERINC 1954; WOLDSTEDT 1958, 1969).

A. leptodactylus drang in das Gebiet des Schwarzen Meeres ein und *A. pachypus* in den Kaspi-See – in welcher Reihenfolge, läßt sich nicht mehr ermitteln. Im allgemeinen fand inzwischen eine Bio-

topaufteilung statt; *A. leptodactylus* bewohnt die Zuflüsse der beiden Meere, *A. pachypus* die Meere selbst. Nur im Kaspischen Meer besteht auch eine Brackwasserform von *A. leptodactylus,* die bereits im Abschnitt 2.3 erwähnte kaspische Varietät. Die einzige Transgression des Kaspischen Meeres nach Osten ist aus der Weichsel-Kaltzeit bekannt. Nur dabei kann *A. leptodactylus* nach Turkestan verfrachtet worden sein, wo die Art jenseits des Aral-Sees vorkommt und als *A. kessleri* SCHIMKEWITSCH, 1886 beschrieben wurde.

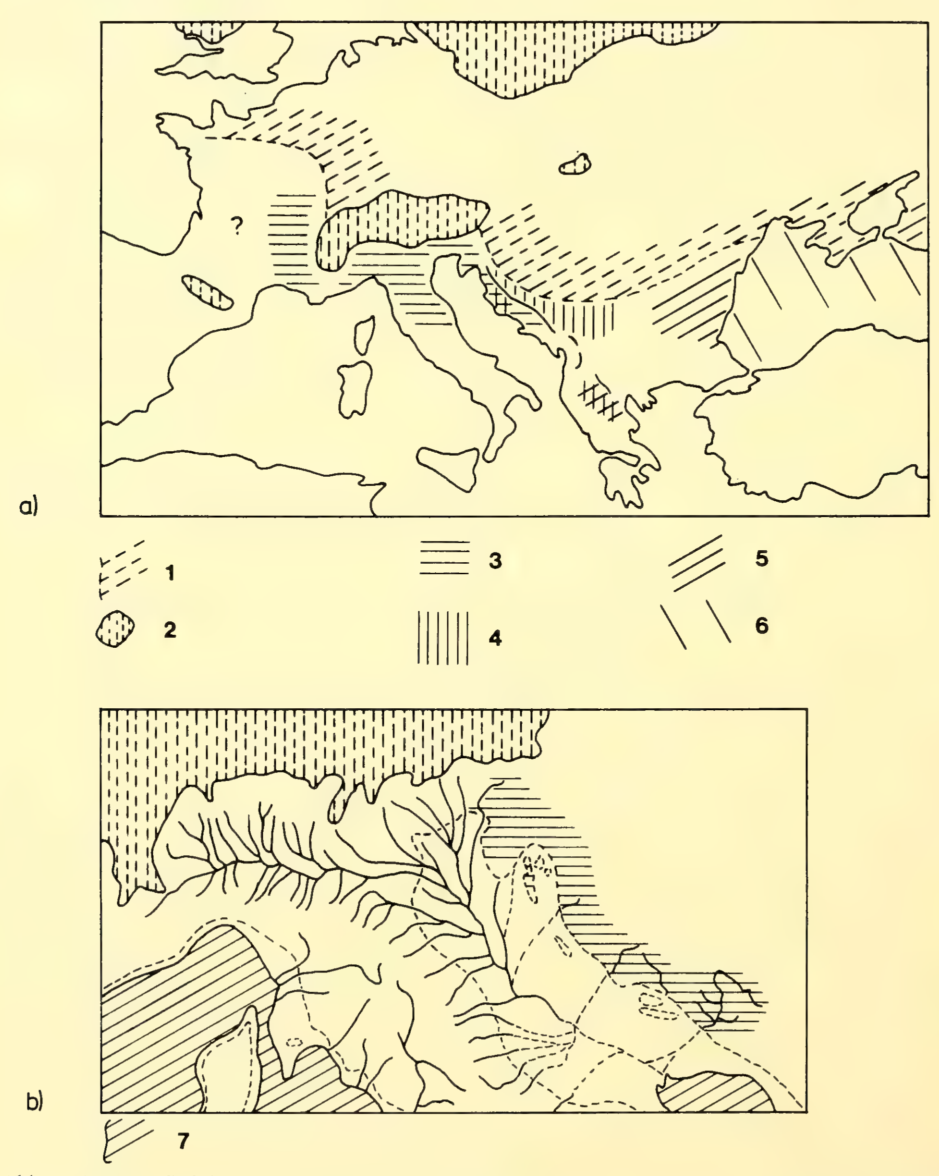


Abb. 7: Zum Einfluß des Pleistozäns auf die Verbreitung der Astaciden. a) Europa während der Weichsel-Kaltzeit (südliche Grenze des Dauerfrostbodens und Vereisung n. Angaben von POSER 1974), b) Der Adriatische Raum während der Römischen Regression (Elster-Kaltzeit) (n. Angaben von BOSELLINI 1971 und WOLDSTEDT 1958); 1: südliche Grenze des Dauerfrostbodens, 2: Vereisung, 3. *A. pallipes,* 4: *A. torrentium,* 5: *A. astacus,* 6: pontokaspische Formen, 7: Meer, '?': Verbreitung unsicher.

Einige letzte Überlegungen sollen der Frage gelten, bis zu welcher Grenzlinie die Flußkrebse durch die Vereisung des Pleistozäns nach Süden abgedrängt wurden. Für die Feststellung dieser „Startlinie" für die postglaziale Nordausbreitung der Flußkrebse ist naturgemäß die letzte Kaltzeit (Weichsel- bzw. Würmglazial) ausschlaggebend (Abb. 7, a).

Daß Flußkrebse in den vereisten Gebieten und in der näheren Umgebung des Eises nicht existieren konnten, liegt auf der Hand. Die entscheidende Frage ist, ob sie in dem anschließenden Tundrengürtel überdauern konnten. Es ist also zu prüfen, welche geographischen und klimatischen Bedingungen während der Weichsel-Kaltzeit in den eisfreien Gebieten Mittel- und West-Europas herrschten. Die Arbeiten von POSER (1947, a, b) zeigen, daß ganz Mittel-Europa und große Teile West- und Ost-Europas während dieser Zeit von Dauerfrostboden bedeckt waren (Abb. 7, a). POSER (1947, a) kommt zu dem Ergebnis, daß in diesen Gebieten die Temperatur im Jahresmittel −2°C (im Sommer max. +10°C, im Winter bis −14°C) betrug. Die maximalen Auftautiefen im Sommer lagen bei 40 bis 400 cm (POSER 1947, b).

Damit ist klar, daß die Nordgrenze der Flußkrebse während der letzten Vereisung mit der Südgrenze des Dauerfrostbodens zusammenfiel (Abb. 7, a). Das rezente natürliche Vorkommen von Flußkrebsen nördlich dieser Linie (s. Abb. 2) ist also das Ergebnis einer postglazialen Einwanderung.

A. torrentium und *A. astacus* wanderten im wesentlichen das Donau-System aufwärts. *A. leptodactylus* drang vom Schwarzen und Kaspischen Meer aus nordwärts vor. Sofern *A. pallipes* auf natürlichem Wege nach Großbritannien gelangt ist, konnte diese Art damals Südengland erreichen, denn es bestanden postglaziale Stromverbindungen zwischen Frankreich und England.

Die Britischen Inseln waren seit dem Tertiär bis vor etwa 6000 Jahren mit dem Festland durch eine Landbrücke verbunden. Die Flüsse Süd-Englands trafen sich mit dem Ur-Rhein, mit Seine, Somme, Authie und Cauche (THIENEMANN 1950).

Bisher nicht lösbar ist die Frage, in welchem Umfang Flußkrebse bereits vor dem Pleistozän, also im Tertiär, oder in den Warm-Zeiten des Pleistozäns vorübergehend in den Bereich des späteren Dauerfrostbodens vorgedrungen waren. Dazu ist zu sagen, daß es aus den interglazialen Warm-Zeiten eine Fülle fossiler Süßwasserablagerungen gibt, die das ganze Spektrum der Süßwassertierwelt zeigen (THIENEMANN 1950), die aber nicht den geringsten Hinweis auf Flußkrebse enthalten. Die einzige Ausnahme bilden die unsicheren Funde von *A. pallipes* aus England (s. o., 2.3).

Diese ersten Einwanderer (ob zu *A. pallipes* gehörig oder nicht) konnten jedoch unmöglich die Eiszeit in England überstehen, da die Britischen Inseln teils vereist waren und teils zum Gebiet des Dauerfrostbodens gehörten (Abb. 7, a).

Literatur

ALBRECHT, H. 1980: Untersuchungen zur Evolution und Systematik der europäischen Flußkrebse und ihrer Verwandten. – Dissertation, Marburg/Lahn, 219 pp.

— — (im Druck): On the origin of the Mediterranean crayfishes. – Quaderni dell'Istituto di Tecnologia della Pesca (Ancona).

— — & H. O. v. HAGEN 1981: Differential weighting of electrophoretic data in crayfishes and fiddler crabs (Decapoda: Astacidae and Ocypodidae). – Comp. Biochem. Physiol. **70B: 393–399**

ALDROVANDI, U. 1642: De animalibus exanguibus reliquis quatuor; Lib. II, De Crustatis, IV: de gammaro, seu Astaco fluviatili, S. 44–47, Bologna.

BALSS, H. 1925: Spanische Süßwasser-Dekapoden. – Senckenbergiana **7:** 206–209

BELL, A. 1920: Notes on the later Tertiary Invertebrata. – Ann. Rep. Yorkshire Phil. Soc. **(1920):** 1–21

BIRSTEIN, M. C. & L. WINOGRADOW 1934: Die Süßwasserdekapoden der UdSSR und ihre geographische Verbreitung. – Zool. J. Moscow **13:** 39–70

BOSELLINI, A. 1971: I movimenti del suolo nel Ravennate. – Lions Club-Rotary Club, Ravenna, 3.4.1971.

BOTT, R. 1950: Die Flußkrebse Europas. – Abh. senckenberg. naturf. Ges. **483,** 36 pp.

— — 1972: Besiedlungsgeschichte und Systematik der Astaciden W-Europas unter besonderer Berücksichtigung der Schweiz. – Rev. Suisse Zool. **79:** 387–408

BRINKMANN/KRÖMMELBEIN 1976: Abriß der Geologie Bd. **II:** Historische Geologie; 10./11. Aufl., neubearbeitet von K. KRÖMMELBEIN. – Ferdinand Enke Verlag, Stuttgart, 400 pp.

CARL, J. 1920: Decapodes. – Catal. Invertebres Suisse, **12**, Genf.

CASPERS, H. 1957: Black Sea and Sea of Azov. – Geol. Soc. America, Mem. **67** (1): 801–890

CUKERZIS, J. M. 1964: O mezvidovych otnosenijach sirokopalogo *(Astacus astacus)* i dlinopalogo *(Astacus leptodactylus)* rakov v ozerach vostocnoj Litwy. – Zool. J. Moscow **43:** 172–177

DIEM, H. 1964: Beiträge zur Fischerei Nordtirols. – Veröff. Mus. Ferdinandeum **43:** (Jahrg. 1963): 70–85

DRÖSCHER, W. 1906: Der Krebs, seine Pflege und sein Fang. – Verlag v. J. Neumann, Neudamm, 171 pp.

ERINC, S. 1954: The Pleistocene history of the Black Sea and the adjacent countries with special reference to the climatic changes. – Rev. Geograph. Inst. Univ. Istanbul **1:** 85–133

GERSTFELDT, G. 1859: Über die Flußkrebse Europas. – Mem. Acad. Sci. St. Petersb. **9:** 549–589

GESNER, C. 1558: Historia animalium, Lib. IV: 120–126, Zürich.

HERRMANN, F. 1931: Über den Wasserhaushalt des Flußkrebses. – Z. vergl. Physiol. **14:** 479–524

HOFMANN, J. 1980: Die Flußkrebse. – 2. Aufl., neubearbeitet und erweitert von K.-M. STREMPEL; Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin, 110 pp.

HOHENLEITER, W. 1967: Das Tiroler Fischereibuch Maximilians I. – Verlag Styria, Graz-Wien-Köln, 173 pp.

HOLDSWORTH, E. W. H. 1880: Note on the distribution of the crayfish *(Astacus)* in Spain. – Proc. Zool. Soc. London **(1880):** 421–422

HSÜ, K. J. 1972: When the Mediterranean dried up. – Scient. Amer. **227** (6): 26–36

— — 1978: When the Black Sea was drained. – Scient. Amer. **238** (5): 52–63

— — et al. 1977: History of the Mediterranean salinity crisis. – Nature **267:** 399–403

HUITFELD-KAAS, H. 1924: Einwanderung und Verbreitung der Süßwasserfische in Norwegen, mit einem Anhang über den Krebs. – Arch. Hydrobiol. **14:** 223–314

HUXLEY, T. H. 1879: On the classification and distribution of the crayfishes. – Proc. Zool. Soc. London **(1879):** 752–788

JÄRVI, T. H. 1910: Über den Krebs *(Astacus fluviatilis* Rond.) und die Krebsepidemien in Finnland. – Acta Soc. Fauna et Flora Fennica (Helsingfors) **33** (3): 3–43

KAESTNER, A. 1967: Lehrbuch der speziellen Zoologie, Bd. **I** (2); 2. Aufl., Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, S. 849–1242

KARAMAN, M. 1962: Ein Beitrag zur Systematik der Astacidae. – Crustaceana **3:** 173–201

KESSLER, K. F. 1874: Die russischen Flußkrebse. – Bull. Soc. imp. natural. Moscou **48:** 343–372

KLUNZINGER, C. B. 1882: Über die *Astacus*-Arten in M- und S-Europa und den LEREBOULLET'schen Dohlenkrebs insbesondere. – Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württemberg **38:** 326–342

LAURENT, P.-J. & M. SUSCILLON 1962: Les ecrevisses en France. – Ann. Station centr. Hydrobiol. appl. **9:** 333–397

MATEUS, A. 1937: L' *Astacus* de Tras-os-Montes (Portugal). – C. r. 12. Congr. Int. Zool., Lisbonne 1935, **3:** 1564–1566

OBRECHT, U. & U. NIGGLI 1929: Grüsch, Land und Leute, S. 34. – Verlag Buchdruckerei Thony, Schiers.

POR, D. F. 1978: Lessepsian Migration. – Springer Verlag, Berlin-Heidelberg-New York, 228 pp.

POSER, H. 1947, a: Dauerfrostboden und Temperaturverhältnisse während der Würm-Eiszeit im nicht vereisten M- und W-Europa. – Naturwiss. **9:** 10–18

— — 1947, b: Auftautiefe und Frostzerrung im Boden M-Europas während der Würm-Eiszeit, I u. II. – Naturwiss. **9:** 232–238 u. 262–267

PRETZMANN, G. 1973: Ergebnisse einiger Sammelreisen nach Vorderasien, 3. Teil: Garnelen und Krebse. – Ann. Naturhist. Mus. Wien **77:** 331–333

RUGGIERI, G. 1967: The miocene and later evolution of the Mediterranean Sea. In: Aspects of Tethyan biogeography. – Systematics Ass. Publ. **7:** 283–290

SENES, J. 1960: Entwicklungsphasen der Paratethys. – Mitt. Geol. Ges. Wien **52:** 181–188

— — 1961: Paläogeographie des westkarpatischen Raumes in Beziehung zur übrigen Paratethys im Miozän. – Geologicke Prace **60:** 159–195

— — 1969: Les problemes interregionaux de paleogeographie de la Paratethys. – Giornale di Geologia (2) **35:** 333–339

SMOLIAN, K. 1925: Der Flußkrebs, seine Verwandten und die Krebsgewässer. – In: Handbuch der Binnenfischerei Mitteleuropas **5:** 423–524

SONNENFELD, P. 1974: The upper Miocene evaporite basins in the Mediterranean region – a study in paleo-oceanography. – Geol. Rundschau **63:** 1133–1172

STEININGER, F., RÖGL, F. & E. MARTINI, 1976: Current Oligozän/Miozän biostratigraphic concept of the central Paratethys (Middle Europe). – Newsl. Stratigr. **4:** 174–202

THIENEMANN, A. 1950: Verbreitungsgeschichte der Süßwassertierwelt Europas. – Die Binnengewässer Vol. **18,** Ferdinand Enke Verlag, Stuttgart, 809 pp.

THOMAS, W. & R. INGLE, 1971: The nomenclature, bionomics and distribution of the crayfish *Austropotamobius pallipes* in the British Isles. – Essex Nat. **32:** 349–360

TÜRKAY, M. 1977: Rote Liste der Zehnfüßigen Krebse (Decapoda). – In: Rote Liste der gefährdeten Tiere und Pflanzen in der Bundesrepublik Deutschland, S. 44–45; Münster.

WOLDSTEDT, P. 1958: Das Eiszeitalter, Bd. 2. – Enke Verlag, Stuttgart, 438 pp.

— — 1969: Quartär; Handbuch der stratigraphischen Geologie Bd. **II.** – Enke Verlag, Stuttgart, 263 pp.

Anschrift des Verfassers:
Dr. Henning Albrecht, Institut für klinische Pharmakologie,
Prof. Dr. Lücker GmbH,
Rebstöckel 13, 6719 Bobenheim am Berg

Angenommen am 5. 7. 1982